BAU UND MECHANIK DES FLUGAPPARATES DER BIENE

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE DER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT DER
FRIEDRICH ALEXANDER UNIVERSITÄT
ERLANGEN

VORGELEGT

VON

FRIEDRICH STELLWAAG
AUS SCHWABACH

ACAD. LUDOVIC. BIBL.

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG 8. DEZEMBER 1909

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

204

MEINEN LIEBEN ELTERN

GEWIDMET

Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene.

Von

Dr. **Friedrich Stellwaag.**

(Aus der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.)

Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX.

Einleitung.

Angesichts der Tatsache, daß die Forschungen über den Flugmechanismus der Hymenopteren auf eine fast hundertjährige Geschichte zurückblicken, könnte man meinen, daß das Flugproblem vollkommen gelöst sei, denn nicht nur die mechanischen Prinzipien des Fluges sind theoretisch und experimentell eingehend geprüft, sondern auch alle anatomischen Details genau beschrieben worden. Wenn man aber diese Untersuchungen am natürlichen Objekte kontrolliert, kann man wohl die Genauigkeit der Beschreibungen bewundern, aber das Verständnis des Flugvorganges erwirbt man dadurch nicht; denn die bisherigen Autoren haben das Problem viel zu einseitig entweder ohne Rücksicht auf die anatomischen Tatsachen nur vom mechanischen Gesichtspunkt aus angegriffen oder ohne genügende physiologische Schulung lediglich die einzelnen Teile des Flugapparates betrachtet. Daher bin ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Fleischmann außerordentlich dankbar, daß er mich auf die Notwendigkeit einer kritischen Bearbeitung hingewiesen hat.

Die Untersuchungen wurden großenteils im Laboratorium der mit dem zoologischen Institut verbundenen Bienenzuchtanstalt unter der Leitung des Herrn Professor Dr. E. Zander ausgeführt, welcher mir mit zielbewußtem Rat und dauerndem Interesse helfend zur Seite stand. Ich möchte nicht versäumen, ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Meine Bemühungen, mit Hilfe der Schnittmethode einen Einblick in die verwickelten Verhältnisse zu bekommen, scheiterten bald an dem spröden Material, da nur relativ junge Nymphenstadien sich tadellos schneiden ließen. Bei ihnen ist aber die Modellierung der Flügelwurzel noch nicht beendet. Auch das Präparieren am fertigen Tier war wegen der minimalen Größe der betreffenden Teile sehr mühsam. Trotzdem kam ich zu ganz unerwarteten Resultaten, weil ich dank der modernen Hilfsmittel einen besseren Einblick in den morphologischen Zusammenhang der Flügelelemente gewinnen konnte, als es meinen Vorgängern möglich war.

Die Zahl der Autoren, die über das vorliegende Thema gearbeitet haben, ist nicht allzu groß. Merkwürdig erscheint es, daß meines Wissens deutsche Forscher an der Lösung des Problems sich nicht ernsthaft beteiligten, denn es sind mir nur französische Arbeiten bekannt geworden.

Die Hauptetappen des Weges, den die Forschung bei der Untersuchung des Flügelmechanismus der Hymenopteren zurücklegte, will ich kurz zeichnen. Latreille (10), Jurine (8) und Chabrier (4) studierten vor allem die morphologischen Differenzierungen des Skelettes; die Flügelwurzel und ihre Verbindung mit dem Thorax wurde erschöpfend von Amans (1, 2, 3) untersucht. Unter totaler Vernachlässigung der anatomischen Verhältnisse untersuchte Marey (13, 14) die Mechanik des Insektenfluges und erzielte durch geschickte Experimente mancherlei Aufschlüsse über die Bewegungen der Flügel. Über die Flugmuskulatur lieferte Janet (6) wertvolle Beiträge. Es würde meine Betrachtungen nicht fördern, die Befunde meiner Vorgänger eingehend zu schildern. Soweit sie Positives zur Lösung des Problems beigetragen haben, werde ich sie an geeigneter Stelle erwähnen und sogleich zur Erörterung meiner Studien schreiten, die von dem Bestreben geleitet waren, den morphophysiologischen Konnex der Teile des Flugapparates klarzulegen. Zu diesem Zweck beschreibe ich zunächst die Flugbewegungen.

I.

Die Flugbewegungen.

Das Studium des Insektenfluges bietet außerordentliche Schwierigkeiten. Wie schon Marey (13, 14) betonte, kann man die Lageveränderungen der Flügel während des Fluges nicht direkt beobachten, weil die Flügelschläge so rapid erfolgen, daß unser Auge ihnen nicht zu folgen vermag. Dadurch unterscheidet sich der Insektenflug sehr

wesentlich von dem der Vögel, deren Flügelbewegung meistens so langsam vor sich geht, daß wir ihre einzelnen Phasen festhalten können. MAREY, der das Problem lediglich vom mechanischen Gesichtspunkt aus angriff, begegnete den Schwierigkeiten der Untersuchung durch geschickte Experimente. Er ließ das Insekt die Zahl seiner Flügelschläge an einer rotierenden berußten Trommel aufzeichnen. Er bestimmte ferner die Bahn, welche die Flügelspitzen während des Fluges beschreiben, indem er die Flügel einer Wespe, deren Spitzen er vergoldet hatte, im blendenden Sonnenlicht schwingen ließ. Endlich suchte er den Insektenflug am Modelle nachzuahmen. Auf diese mühsame Weise gelang es MAREY, die Flugbewegungen richtig zu analysieren. Über die motorischen Kräfte aber, welche die Bewegungen veranlassen, äußert er, verleitet durch seine Experimente am Modelle, recht irrige Ansichten. Ich gehe nicht näher auf seine Resultate ein, da ich sie später bei meinen eignen Beobachtungen schildern will. Nur darauf will ich hinweisen, daß man die Versuche MAREYS nicht nachzuahmen braucht, um die Flügelbewegungen zu verstehen.

Ein Zufall ließ mich beobachten, daß man den Flügeln jede beliebige Flugstellung geben kann, wenn man auf den Thorax einer frisch getöteten Biene einen leichten Druck ausübt. Ja es genügt eine einfache, plötzliche Betäubung mit Chloroform, um die Flugbewegungen in den verschiedensten Phasen dauernd zu fixieren. Geleitet von diesen gelegentlichen Beobachtungen habe ich dann eine Anzahl Drohnen, die ihrer Größe wegen den Arbeitsbienen vorzuziehen sind, chloroformiert und die wichtigsten Stadien der Flügelbewegungen mit einem LEITZschen Mikrosummar 80 mm schwach vergrößert photographiert (Taf. XIX, Fig. 1—11). An der Hand dieser Bilder will ich die Lageveränderungen, welche die Flügel während des Fluges erleiden, schildern. Dabei wird es sich empfehlen, eine kurze Beschreibung der ruhenden Flügel vorauszuschicken.

In der Ruhelage (Taf. XIX, Fig. 10) liegen die Flügel der Rückenseite des Abdomens derart auf, daß die Vorderflügel die Hinterflügel vollständig verdecken. Die Hinterränder der Vorderflügel stoßen in der dorsalen Medianlinie zusammen oder greifen etwas übereinander. Infolgedessen laufen die Vorderrandadern der Körperlängsachse fast parallel. Wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Hymenopteren sind auch bei den Bienen die ruhenden Flügel vollkommen ausgebreitet. Nur bei den Vespiden und *Leucopsis* werden nach JANET (6) die Vorderflügel in der Ruhe einmal der Länge nach gefaltet.

In der Ruhelage treten die sexuellen Größenunterschiede der

Flügel deutlicher hervor, als in jeder andern Stellung, weil man sie an der Körpergröße messen kann.

Bei den weiblichen Individuen überragt der Hinterleib stets die Spitzen der ruhenden Flügel. Am stärksten ist das infolge der Länge des Abdomens bei den Königinnen ausgeprägt, aber auch bei den Arbeiterinnen gut erkennbar. Die Flügel der Drohnen hingegen reichen über das Hinterleibsende hinaus.

Aus der Ruhelage kommen die Flügel dadurch in die Flugstellung, daß sie in der Horizontalebene gedreht werden, bis die Vorderrandadern nach den Seiten divergierend fast in einem rechten Winkel vom Körper abstehen. Zugleich werden beide Flügel jeder Seite zu einem einheitlich wirkenden Luftruder verbunden. Zu dem Zweck befindet sich in der Mitte des sonst nicht verstärkten Hinterrandes jedes Vorderflügels eine stark chitinisierte nach unten und vorn umgeschlagene Haftfalte (Taf. XX, Fig. 23 *Fh*). Ihr gegenüber entspringen vom Vorderrande des Hinterflügels einige nach oben und hinten umgebogene Häkchen (Fig. 23 *Fh*). Ihre Zahl schwankt nach Bachmetjew (15) zwischen 13—29.

Indem der Vorderflügel über die Hinterflügel hingleitet, stößt seine Haftstelle an die Häkchen des Hinterflügels und vermittelt die Vereinigung der Flügelpaare.

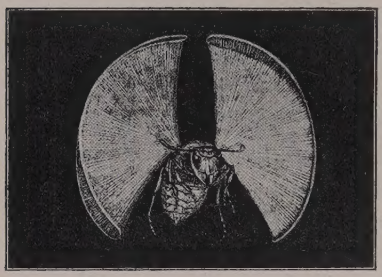
Man darf aber nicht glauben, daß der Hinterflügel sich beim Ausbreiten der Flügel passiv verhalte und vom Vorderflügel vorgezerrt würde. Er rückt vielmehr selbständig vor, bis ihn der schneller vorwärts gleitende Vorderflügel aufnimmt.

In horizontaler Lage ausgebreitet (Taf. XIX, Fig. 11), besitzt die von den beiden Flügeln gebildete Flugmembran etwa die Form eines rechtwinkeligen Dreiecks, dessen längste Seite durch die Vorderrandader des Vorderflügels gebildet wird; von den beiden Katheten begrenzt die längere den Hinterrand, während die kürzere dem Körper parallel läuft. Durch diesen Schnitt der Flügel ist es bedingt, daß die äußerste Spitze der Flugmembran nahe an der Costalader des Vorderflügels liegt (Fig. 11).

Sobald die Flügel in die Arbeitsstellung gebracht sind, beginnen sie lebhaft zu schwingen. Ihre Lageveränderungen während des Fluges hat Marey sehr eingehend und klar beschrieben. Meine Beobachtungen stimmen mit seinen Resultaten im großen und ganzen überein. Wie Marey richtig erkannte, machen die Flügel zweierlei Bewegungen.

Schon auf den ersten Blick sieht man, daß die Flügel Vertikalschwingungen ausführen. Die Ausschläge nach oben und unten

sind so groß, daß jede Flügelspitze fast einen Halbkreis beschreibt. Das erkennt man sehr gut an der MAREYschen Abbildung (Textfig. 1). Dabei kommen die Flügelspitzen über dem Rücken einander fast bis zur Berührung nahe. Bei der extremen Tiefstellung aber bleibt der Abstand bedeutend weiter.



Textfig. 1.
Flugbewegungen einer Wespe nach MAREY.

Die Ebene, in der die Vertikalbewegungen vor sich gehen, steht nicht senkrecht zur Längsachse des Körpers, sondern schneidet sie etwas schräg. Daher sind die Flügel bei extremster Hochstellung, wie Fig. 8 sehr schön zeigt, schräg nach hinten gerichtet. Befindet sich dagegen der Flügel in der äußersten Tiefstellung (Fig. 9), so schaut er schräg nach vorn. Diese schräge Lage der Schwingungsebene hat man anscheinend bisher nicht beachtet. Man muß sie aber berücksichtigen, um zu einem vollen Verständnis der Flügelbewegungen zu gelangen.

Wie schon MAREY feststellte, erfolgen die Vertikalbewegungen beider Flügelpaare vollkommen synchron, so daß ein sicherer und geregelter Flug erzielt wird.

Die Zahl der Flügelschläge suchte MAREY mit Hilfe eines sinnreichen Apparates festzustellen. Er berußte einen Papiercylinder, der in $1^1/_2$ Sekunden sich genau einmal um seine Achse drehte, und brachte mit einer feinen Pinzette das Insekt so nahe heran, daß durch jeden Flügelschlag etwas Ruß vom Cylinder weggewischt wurde. Aus der bekannten Umdrehungszeit des Apparates und der Zahl der Flecke berechnete er dann die Zahl der Flügelschläge des Insektes in einer Sekunde.

Nach seinen Berechnungen macht:

Musca domestica	330	Flügelschläge
Bombus	240	»
Apis	190	»
Vespa	110	»
Libellula	28	»
Pieris	9	»

in der Sekunde.

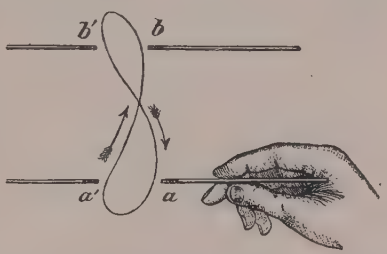
Andre Beobachter sind zu abweichenden Resultaten gelangt. Interessant ist der Versuch LANDOIS' (9), aus der Tonhöhe die Zahl

der Schwingungen abzuleiten. Bekanntlich erzeugen die schlagenden Flügel den summenden Flügelton, dessen Höhe LANDOIS auf a_1 bestimmte. Diesem Ton entsprechen 435 Schwingungen einer Metallzunge in der Sekunde. Eine solche Höhe soll jedoch der Flügelton nur haben wenn die Biene unbelastet auf die Tracht ausfliegt. Kehrt sie schwerbeladen und ermüdet heim, so sinkt der Ton auf e_1, das 330 Schwingungen in der Sekunde entspricht. Ich selbst habe über die Zahl der Schwingungen keine Beobachtungen angestellt.

Dank den lebhaften Bewegungen vermögen die Flügel eine relativ große Arbeit zu leisten. Eine Biene ist imstande, im Fluge etwa $^3/_4$ ihres Körpergewichts zu tragen. Da sie im Durchschnitt 0,1 g wiegt, kann sie im Fluge 0,075 g transportieren. Dabei legt sie nach DIGGES (5) in der Stunde 19—32 km zurück.

Das Problem des Bienenfluges wird dadurch kompliziert, daß die Flügel außer den vertikalen Schwingungen noch eigenartige Drehbewegungen ausführen.

Auch MAREY erkannte schon, daß die Flügelflächen während des Fluges Lageveränderungen erleiden, indem beim Heben ihre obere Fläche schräg nach hinten, beim Senken schräg nach vorn schaut. Infolgedessen beschreibt die Flügelspitze beim Auf- und Niedergehen einen Weg, welcher einer langgezogenen **8** gleicht (Textfig. 2). MAREY veranschaulichte sich die Form der Schwingungsbahn durch folgendes Experiment. Er vergoldete die Flügelspitzen einer Wespe und beobachtete im direkten Sonnenlicht die Bahn der glänzenden Flügelspitze. Die Textfiguren 1 und 2 illustrieren seine Wahrnehmungen. Obgleich die Zeichnungen im großen und ganzen richtig sind, gehen die Lageveränderungen der Flügel nicht so einfach vor sich, wie es nach MAREYS Darstellung den Anschein hat. Sobald man auf die Rückenplatte des Thorax drückt, schnellen die Vorderflügel in die Höhe und richten ihre Vorderrandadern nach oben (Fig. 3). Je mehr sie sich heben, um so stärker werden sie gedreht. Die Drehung ist so stark, daß man bei extremster Hochstellung die untere Fläche des Vorderflügels in der Ansicht von vorn fast vollständig überschauen kann (Fig. 1). Betrachtet man aber die hochgestellten Flügel mit einem Stereoskop oder einer Lupe, so erkennt



Textfig. 2.
Bahn der Vorderflügelspitze während des Fluges nach MAREY.

man, daß die schmale Hinterrandpartie des Vorderflügels diese Drehung nicht mitmacht, sondern horizontal ausgebreitet bleibt. Infolgedessen wird der Vorderflügel unmittelbar vor der Hinterrandader gefaltet. In der Nähe dieser Ader liegt auch die Achse, um welche sich die Flügelwurzel dreht.

Der Hinterflügel wird zunächst durch den sich drehenden Vorderflügel wohl etwas mit hochgezogen, bleibt aber zum größten Teil auf dem Abdomen liegen. Dadurch erhält die ursprünglich flach ausgebreitete Flügelmembran die in Fig. 6 u. 7 abgebildete muldenförmige Gestalt. Nähert sich aber der Vorderflügel seiner extremsten Hochstellung, so fängt auch der Hinterflügel an, genau die gleichen Bewegungen wie der Vorderflügel auszuführen. Während er in die Höhe geht, dreht sich seine größere vordere Hälfte, bis sie in gleicher Lage mit dem Vorderflügel ist. Es erleidet also auch der Hinterflügel bei der Hochstellung eine Faltung vor der Analader, so daß die beiden Flügel jeder Seite bei der extremen Hochstellung einem leicht gefalteten Fächer vergleichbar sind.

Beim Senken nehmen beide Flügel zunächst wieder die horizontale Seitenstellung ein (Fig. 3, 11). Je tiefer sie aber heruntergehen, um so mehr neigen sie ihre Vorderrandadern nach unten (Fig. 4), so daß man bei extremster Tiefstellung die Oberfläche der ganzen Flugmembran übersehen kann (Fig. 5). Dieselbe ist jetzt vollkommen ausgebreitet und steht leicht nach oben gewölbt und stark nach vorn und unten geneigt vom Körper ab.

Die Drehbewegungen sind für die Funktion des Flugapparates unbedingt notwendig. Beim Aufschnellen der Flügel kommt es darauf an, den Luftwiderstand möglichst zu verringern. Infolgedessen dreht sich der Vorderflügel, bis seine vordere Schmalkante wie eine Messerschärfe die Luft durchschneidet. Beim Senken der Flügel dagegen muß ein möglichst großer Luftwiderstand erzeugt werden, um den Körper zu heben und vorwärts zu schieben. Die Natur erreicht dies in vollkommenster Weise dadurch, daß die sich senkenden Flügel ihre Costalkante schräg nach unten stellen. Da sie gleichzeitig etwas zurückgehen, schaufeln sie die Luft, ihre Tragfähigkeit mit der ganzen Fläche ausnützend, gewissermaßen zurück und verleihen dem fliegenden Insekt den nötigen Antrieb. Der Zweck der Flügeldrehung ist also, bei der Hochstellung der Luft eine möglichst kleine Fläche darzubieten, dagegen bei der Tiefstellung die ganze Flügelmembran zur Geltung zu bringen.

Die Hauptarbeit fällt dabei natürlich dem großen Vorderflügel

zu. Die Hinterflügel sind jedoch nicht ganz untätig, wie JANET (6) meint, wenn er sagt: »Sie würden während des Fluges unbeweglich bleiben, wenn sie nicht den Vorderflügeln genähert und von ihnen mitgenommen würden.« Das mag für die Ameisen richtig sein, bei denen der Flugapparat überhaupt eine untergeordnete Rolle spielt, für Bienen und Wespen trifft es aber sicher nicht zu. Zum Beweis schneide man einer Biene die beiden Vorderflügel ab. Man wird das Schlagen der Hinterflügel nicht nur direkt beobachten, sondern auch einen durch die Vibration hervorgebrachten, eigentümlich hohen, singenden Ton vernehmen. Es imitieren also die Hinterflügel in beschränktem Grad alle Bewegungen der Vorderflügel.

Um die Darstellung zu vereinfachen, habe ich die beiden Bewegungsformen des Flügels, Vertikalschwingungen und Drehungen, gesondert behandelt. In Wirklichkeit erfolgen sie aber vollkommen gleichzeitig. Davon kann man sich jederzeit durch den Versuch überzeugen. Sobald man auf die vordere Hälfte des Thorax drückt, schnellen die Flügel in die Höhe und drehen sich fast um 90° nach oben. Die entgegengesetzte Aktion tritt ein, wenn man einen Druck auf die hintere Wand des Thorax ausübt. Mit dem Senken der Flügel hält die Drehung nach unten gleichen Schritt. Da die äußerste Spitze des Vorderflügels nicht in der Verlängerung der oben erwähnten Drehachse, sondern weiter vorn am Ende der Costalader liegt, muß sie bei jeder Drehung eine Schleife beschreiben, und zwar beim Heben nach oben, beim Senken nach unten. Durch die Vertikalschwingungen werden beide Schleifen zu einer Figur verbunden, die MAREY als langgezogene 8 bezeichnet. Man kann sie sich sehr leicht vergegenwärtigen, wenn man mit der Hand die Bewegungen des Insektenfluges nachahmt.

Diese Tatsache, deren Tragweite noch niemand erkannt hat, gewinnt für die Lösung des Flugproblems bei der Biene eine ganz eminente Bedeutung, sobald man nach dem motorischen Antrieb für die mannigfachen Bewegungen und Lageveränderungen der Flügel fragt. MAREY, der zum ersten Male dieser Frage nahe getreten ist, ließ sich durch seine Versuche am Modelle verleiten, Vertikalschwingungen und Drehungen auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Obwohl er keine Untersuchungen über die Flugmuskulatur angestellt hat, mißt er der Muskelwirkung eine ganz untergeordnete Bedeutung für die Flugbewegung bei. Er läßt Muskeln nur für die Vertikalschwingungen in Tätigkeit treten. Alle übrigen Lageveränderungen der Flügel führt er ausschließlich auf den Einfluß des Luftwiderstandes zurück. Der

betreffende Hauptsatz seiner Theorie lautet: »Diese komplizierten Bewegungen müßten wohl die Existenz eines hochdifferenzierten Muskelapparates zur Voraussetzung haben. Aber die Anatomie läßt das Vorhandensein von Muskeln nicht erkennen, die geeignet wären, alle diese Bewegungen zu dirigieren. Man kennt von den Bewegungsmuskeln kaum Heber und Senker, und wenn man auch noch die mechanischen Bedingungen des Insektenfluges näher untersucht, wird man sehen, daß es genügt, eine durch die Muskulatur veranlaßte, sich wiederholende einfache Auf- und Abbewegung anzunehmen, um alle aufeinander folgenden Phasen hervorzubringen. Alle andern Bewegungen bewirkt der Widerstand der Luft.«

Marey gelangte zu diesem Schluß, indem er einen möglichst getreu nachgebildeten Insektenflügel durch einen kleinen Motor in lebhafte Schwingungen versetzte. Dabei sah er, daß die Endfläche der Flügel unter dem Luftwiderstand ähnliche Lageveränderungen erlitt, wie der Wespenflügel.

Diese Theorie ist jedoch grundfalsch. Es läßt sich natürlich nicht bestreiten, daß bei den außerordentlich schnell aufeinander folgenden Schlägen der Luftwiderstand die Haltung der Flügel etwas beeinflussen wird. Denn trotz des kräftigen Adernetzes bleibt der Flügel eine elastische Membran, die dem Druck des umgebenden Mediums nachgeben kann. Aber die extremen Bewegungen, welche besonders die Vorderflügel beim Schwingen erleiden, können nicht rein mechanisch erklärt werden, weil sie auch auftreten, wenn jeder Widerstand der Luft ausgeschaltet ist. Wie ich schon oben geschildert habe, kann man durch eine einfache Narkose alle Phasen der Flügelbewegung dauernd fixieren. Genau das gleiche erreicht man, wenn man durch einen zweckmäßigen Druck auf den Thorax die Flügel nötigt, Bewegungen auszuführen. Sie nehmen dann alle von Marey geschilderten Stellungen an und beharren darin, solange man den Thorax festhält. Gleichzeitig erkennt man ferner, daß die Vertikalbewegungen mit den Drehungen vollkommen synchron verlaufen, wie ich bereits betonte. Gerade dieser Umstand deutet darauf hin, daß beide Bewegungsformen nicht durch verschiedene Kräfte ausgelöst werden, sondern ein und dieselbe Ursache haben müssen. Als solche dürfen wir aber nicht den Luftwiderstand ansprechen, sondern die Wirkung von Muskeln. Schon die Tatsache, daß ich die Flugbewegungen der Flügel durch einen Druck auf den Thorax hervorrufen kann, weist darauf hin, daß wir den Motor für die Bewegungen im Thorax suchen müssen. Wer jemals den Thorax eines Insektes

geöffnet hat, weiß, daß derselbe von mächtigen Muskelmassen ausgefüllt ist. Ihre Kraft würde jedoch nicht ausreichen, die mannigfachen Bewegungen der Flügel zu veranlassen, wenn nicht das Flügelgelenk so gebaut wäre, daß der Flügel auf einen einfachen Muskelzug mit Vertikalbewegung und Drehung zu gleicher Zeit reagieren muß. Es wird daher im folgenden meine Aufgabe sein, diesen wunderbaren Mechanismus, den noch niemand vom funktionellen Gesichtspunkt aus studiert hat, zu schildern. Aus praktischen Gründen will ich zunächst die Reliefeigentümlichkeiten des Thoraxpanzers, die für den Flug von Bedeutung sind, beschreiben.

II.

Der Flugmechanismus.

a. Die Reliefeigentümlichkeiten und die Gliederung des Meso- und Metathorax.

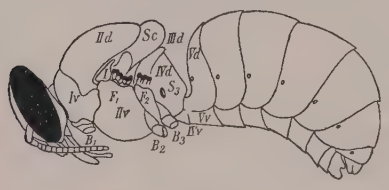
Das Relief des meso- und metathoracalen Hautskelettes ist bereits von Amans (1, 2, 3) bei *Xylocopa* beschrieben worden. Obgleich seine Untersuchungen außerordentlich ins Detail gehen, haben sie die anatomischen Eigentümlichkeiten, die für die Physiologie des Fluges bedeutungsvoll sind, wenig und zum Teil gar nicht berücksichtigt; daher mußte ich, um zu einem Verständnis des Flugaktes zu gelangen, die skelettalen Bildungen bei der Biene, soweit sie mit den Flugbewegungen in Beziehung stehen, einer erneuten Prüfung unterziehen.

Man kann vielfach die Ansicht hören, daß im Bereich des Thorax die Körperringe zu einer starren Kapsel verschmolzen seien, damit die im Thorax ausgespannten Flügelmuskeln ihre volle Kraft entfalten könnten. Von diesem irrigen Gedanken muß man sich frei machen, wenn man den Flugmechanismus der Biene verstehen will. Der mächtige und komplizierte Muskelapparat im Innern des Thorax wäre in der bestehenden Anordnung völlig wertlos, wenn die thoracalen Chitinringe der Beweglichkeit ermangelten. Es soll zunächst meine Aufgabe sein, die Gliederung der Flügelsegmente zu erläutern.

Das thoracale Hautskelet der Biene und aller apocriten Hymenopteren besteht, wie im ersten Teil der »Studien über die Honigbiene« von Dr. Zander festgestellt wurde, aus vier Segmenten, indem zu den drei wahren Brustringen Pro-, Meso- und Metathorax sich der erste Abdominalring als Mittelsegment gesellt (Textfig. 3). Von ihnen interessieren uns nur die beiden Flügelsegmente, Meso- und Metathorax. Da sie integrierende Bestandteile des Flugapparates bilden, folgt ihre Gliederung und feinere Modellierung anderen Gesetzen

als an den übrigen Segmenten. Zwar sind sie, wie alle Körperringe, in einen ventralen und dorsalen Halbring (Bauch- und Rückenschuppe, Sternit und Tergit) gegliedert, aber die Verbindung beider Hälften gestaltet sich mit Rücksicht auf die Flügel total anders, als z. B an den Hinterleibsringen.

Auf den ersten Blick sieht man, daß der Grenzrand von Bauch- und Rückenschuppe am Meso- und Metathorax viel höher liegt, als am Abdomen (Textfig. 3 *v*, *d*). Während er am Hinterleib der Ventralseite genähert ist, verläuft er am Thorax ungefähr in der Mitte der Seitenwand. Infolgedessen haben die Teilstücke der beiden thoracalen Ringe annähernd gleichen Umfang. Am Abdomen dagegen treten die Bauchschuppen hinter die Rückenschuppen beträchtlich an Ausdehnung zurück. Wichtiger ist für unsre Betrachtungen die Verbindung beider Halbringe miteinander. Sie erfolgt am ganzen Körper durch die Lateralmembran. An den Abdominalringen ist diese Membran dorsal unter die Rückenschuppe nischenartig eingeschlagen, weil die größere Rückenschuppe lateral die kleinere Bauchschuppe überdeckt. Am Thorax liegen die Verhältnisse umgekehrt. Die Tergite können sich in die Sternite hineinsenken (Fig. 28). Das wird dadurch ermöglicht, daß der laterale Rand der Bauchplatte über die benachbarte Zone der Rückenplatte vorspringt und die Lateralmembran sich nach unten taschenartig einfaltet. Diese Verbindungsart hat eine große Bedeutung für die Flügelbewegungen, denn es leuchtet ohne weiteres ein, daß der Flügel in die Höhe schnellen muß, sobald die Rückenschuppe von oben her auf die Flügelwurzel drückt. In der Tat wird die Vertikalschwingung der Flügel im Prinzip durch die Verschiebungen der Tergite ausgelöst, wie bereits die älteren Autoren richtig erkannt haben. Diese Erkenntnis genügt jedoch nicht zur Lösung des Flugproblems bei der Biene. Man muß auch den feineren Bau der fraglichen Segmentteile berücksichtigen.



Textfig. 3.

Gliederung des Hautskelettes einer Drohne. Vergrößerung 1/5. $B_{1\text{-}3}$, Beine; *d*, Rückenschuppen; F_1, F_2, Flügel; $S_{1\text{-}3}$, Stigmen; *T*, Tegula; *v*, Bauchschuppen; *I*—*V*, Segmente.

Größe und Ausbildung der Meso- und Metathoracalplatten stehen in Korrelation zur Größe der Flügel. Entsprechend der Ausdehnung der Vorderflügel prädominiert der Mesothorax, mit dem geringeren Umfang der Hinterflügel harmoniert die schwache Ausbildung des Metathorax.

Zunächst will ich die Formeigentümlichkeiten der Bauchplatten beschreiben.

Das mächtige Mesosternum (Fig. 13 *II v*) baucht sich lateral und ventral stark aus, um Raum für die Bewegungsmuskulatur zu schaffen. Gegen die Flügelwurzel dagegen verschmälert es sich. Sein Vorderrand wird etwa in der Mitte von einer anal vorspringenden Zunge des Pronotums, unter der das erste Stigma liegt (Fig. 13 S_1), überlagert. Die an den Stigmendeckel grenzende Zone des Mesosternums ist leicht eingedrückt. Die benachbarte dorsale Wandpartie wölbt sich jedoch wieder vor und bildet einen buckelartigen Wulst, den ich als Mesosternalwulst bezeichnen will (Fig. 13 b_2). Er repräsentiert die höchste Stelle der oberen Sternalkante. Amans nennt ihn alifer, weil auf ihm die Wurzel des Vorderflügels ruht.

Zum Verständnis der Flügelbewegungen ist es wesentlich, daß die Kante des Sternalbuckels gegen das Metasternum zu allmählich abfällt (Fig. 13), um in der Nähe des zweiten Stigmas (S_2) in die Hinterrandleiste des Mesosternums überzugehen. Außerdem zeigt sie nach innen gegen die Lateralfalte zu eine sanfte Umbiegung, die stark chitinisiert ist. Auf diese Weise wird eine Art Gelenkhöcker geschaffen, über den die Flügelwurzel leicht hingleiten kann.

Da bei den mit rapider Schnelligkeit erfolgenden Flügelschlägen hohe Anforderungen an die Festigkeit des Buckels und die benachbarte Segmentpartie gestellt werden, ist die Wand durch ein System nach innen vorspringender Chitinleisten versteift, deren Verlauf am aufgehellten Präparat auch bei äußerer Betrachtung des Thorax zu verfolgen ist (Fig. 13). Wir sehen eine die Basis des Sternalbuckels begrenzende Leiste (L) in schräger Richtung gegen die Mitte des postsegmentalen Bauchschuppenrandes ziehen, nachdem sich von ihr ein schräg nach hinten und oben gegen das zweite Stigma (L_1) zu verlaufender Kamm abgezweigt hat. Die Hauptleiste (L) erreicht den Hinterrand nicht, sondern endet in einem kräftigen Chitinfortsatz (x), dessen Ursprungsstelle an der äußeren Panzerfläche durch ein in den Zapfen führendes Loch markiert ist (Fig. 13 x).

Das schmale Metasternum (Fig. 13 *III v*), das keilförmig zwischen das Mesosternum und die vierte Rückenschuppe (Fig. 13 *IV d*) eingeschoben ist, wiederholt im großen und ganzen die Formeigentümlichkeiten der zweiten Bauchschuppe. Hinter dem zweiten Stigma (Fig. 13 S_2) bildet es in genau derselben Weise wie das Mesosternum einen anal abfallenden und in die Gelenktasche umgebogenen Gelenkbuckel (Fig. 13 b_3). Da aber die Bewegungen der kleinen Hinterflügel

schwach sind, fehlt dem Metasternum das Leistenwerk, welches dem Mesosternalbuckel Festigkeit verleiht.

Schon an der seitlichen Thoraxwand schwer von einander zu trennen, sind Meso- und Metathorax an der Ventralseite innig verwachsen. Ein hoher, vom Vorderrand des zweiten bis zum Hinterrand des dritten Brustringes in der ventralen Medianlinie kontinuierlich verlaufender Kamm (Fig. 25 u. 26 *K*) verbreitert sich etwa in der Mitte dieses Brustabschnittes nach beiden Seiten und gibt zwei Ästen den Ursprung. Der vordere Ast (Fig. 26 *as*) ragt frei in den seitlichen Thoraxraum hinein und wird durch Muskeln mit der Wand des zweiten Brustringes verbunden. Der hintere (Fig. 26 *bs*) dagegen ist mit dem Hautpanzer zwischen dem dritten und vierten Brustring fest verwachsen. Sieht man von vorn oder hinten in den Brustraum hinein, so zeigt dieser Balken die Form eines T-Trägers (Fig. 25 *as*).

Die innige Verbindung der beiden Sternite und die Ausbildung eines Systems kräftiger Strebepfeiler im Ventralraum des Thorax lassen die Tendenz erkennen, den Chitinpanzer des Meso- und Metasternums zu einem starren, feststehenden Ganzen zu verschweißen.

In schroffem Kontrast dazu stehen die zugehörigen Rückenplatten, die sich nicht nur gegeneinander, sondern auch gegen die ventralen Halbringe verschieben können. Ihre Gliederung und Modellierung soll im folgenden beschrieben werden.

Mehr noch als das Mesosternum prädominiert das Mesonotum (Mesotergit, Fig. 12 *II d*). Nach vorn und hinten mächtig ausladend, bedeckt es fast die ganze Rückenfläche des Thorax. Zwei Teile lassen sich deutlich an ihm unterscheiden, ein größeres vorderes Stück, das man gewöhnlich Scutum nennt (Fig. 12 *II d*), und ein schmäleres, postsegmentales, für welches die Bezeichnung Scutellum seit langem gebräuchlich ist (Fig. 12 *Sc*).

Das Scutum liegt dem Weichkörper als eine tief muldenförmig gehöhlte Chitinplatte auf, die an ihrem lateralen, der Vorderflügelwurzel benachbarten Rande für den Flugmechanismus wichtige Reliefeigentümlichkeiten aufweist. Dieser Rand (Fig. 12 *c*) verläuft, schräg nach hinten und oben ansteigend, vollkommen geradlinig. Nur an der hinteren Ecke dieser Kante befindet sich eine auffallende Bildung, nämlich ein ovaler Ausschnitt (Fig. 12 *Sf*), welchen eine äußerst starke, durch ihre tiefschwarze Färbung stets kenntliche Chitinverdickung umrahmt. Die Enden der halbringförmigen Randleiste ragen in Gestalt von zwei einander zugekehrten Haken, die wir Scutalhaken nennen wollen, frei vor. Die an dieses Chitingebilde angrenzende Wand-

zone des Scutums ist in einem ungefähr dreieckigen Bezirk leicht eingedrückt und gibt der Tegula (Fig. 12 *T*) den Ursprung, die von oben her die Flügelwurzel schützend überdeckt.

Den postsegmentalen, schön geschwungenen Rand des Scutums umsäumt das Scutellum als schmaler Bügel (Fig. 12 *Sc*). Seine mittlere dorsale Partie ist stark vorgewulstet. Gegen die lateralen Enden zu aber flacht es sich jederseits stark ab und gibt Lamellen und Fortsätzen den Ursprung. Von der äußeren Oberfläche ragt ventralwärts ein harter, seitlich komprimierter Chitinfortsatz vor, dem ich den Namen Sperrhöcker gebe (Fig. 12 *F*). Wichtiger erscheint ein zweiter längerer Fortsatz von fußförmiger Gestalt, der in das Innere des Thorax hineinschaut (Fig. 12 F_1). Seine nach vorn gerichtete Spitze liegt hinter dem Scutalausschnitt *Sf* und den beiden Scutalhöckern. Da er noch öfter erwähnt werden muß, nenne ich ihn Scutellarfortsatz. Eine unter das Metanotum greifende Lamelle (Fig. 21 *L*) umsäumt die ventral-laterale Partie des postsegmentalen Randes.

Das Scutellum ist in all seinen Teilen außerordentlich stark chitinisiert. Seinen Hinter- und Vorderrand versteift eine kräftige Leiste. Außerdem spannt sich im Innern des Scutellums jederseits zwischen Vorder- und Hinterrand ein bogenförmig von vorn und oben nach hinten und unten verlaufender fester Chitinkamm (Fig. 21 *Y*) aus. Diese Versteifungen deuten darauf hin, daß das Scutellum während des Flugaktes einem starken Druck zu widerstehen hat. Die Richtigkeit dieser Ansicht wird die weitere Untersuchung lehren.

Für die Funktion des Scutums und Scutellums ist ihre Verbindung miteinander und mit den benachbarten Segmentteilen sehr wichtig. Sie bleibt großenteils membranös. Die weiche Haut, welche die lateralen Ränder von Mesosternum und Mesonotum taschenartig nach hinten eingefaltet verbindet, setzt sich in der gleichen Gestaltung nach vorn zwischen Pronotum und Scutum fort. Die Falte wird hier sogar sehr tief und gestattet der vorderen Partie des Scutums ausgiebige Exkursionen nach unten. Davon überzeugt jederzeit ein Druck auf das Scutum. Diese Bewegungen könnten aber nicht erfolgen, wenn Scutum und Scutellum fest verwachsen wären.

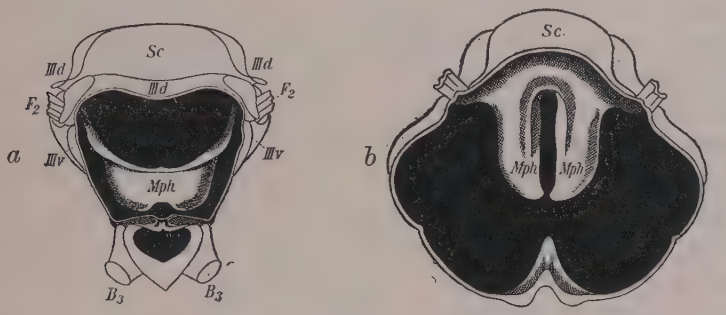
Die Verbindung beider Skeletteile, die noch niemand beachtet hat, ist höchst merkwürdig und von fundamentaler Bedeutung für den Flugakt. In der mittleren dorsalen Partie, soweit das Scutellum, wie oben geschildert, sich stark vorwölbt, sind beide Stücke fest miteinander verbunden (Fig. 12). Sie können in dieser Region dank der Elastizität der Chitinsubstanz wohl federn, aber nicht gegeneinander

verschoben werden. Jedoch an der lateralen Wand, wo das Scutellum sich verflacht (Fig. 12 *Sc*), tritt an die Stelle der festen Verbindung eine weiche, unter das Scutum eingeschlagene Membran. Dank dieser nachgiebigen Haut schiebt sich die postsegmental-laterale Partie des Scutums mit den Scutalhaken über die benachbarte Zone des Scutellums, sobald man einen Druck auf das Scutum ausübt. Dabei geht der kleine Ausschnitt mit den beiden Scutalhaken schräg nach hinten und unten. Der Ausschlag kann nur gering sein, da der vom Scutellum vorragende Sperrhöcker (*F*) der Bewegung eine Grenze setzt.

An das Scutellum schließt sich das Metanotum an (Fig. 12 *III d*). Seine größere dorsale Hälfte umgürtet als ganz schmale, wenn auch stark chitinisierte Spange den Rücken. Nur die laterale Zone entwickelt sich jederseits etwas breiter in Form einer dicht behaarten und leicht vorgewölbten dreieckigen Platte, deren hintere untere Ecke ziemlich weit vorragt. Der vordere Rand springt über die abgeflachte Partie des Scutellums, der hintere über die vierte Rückenschuppe vor, so daß dank der membranösen Verbindung der Teile oro-caudale Verschiebungen des Metanotums möglich sind. An das behaarte Feld grenzt gegen die Hinterflügelwurzel zu eine glattwandige und etwas eingebuchtete Zone, deren Rand ganz ähnliche Reliefbildungen aufweist wie das Mesonotum. Die dreieckige behaarte Partie stößt zunächst an ein S-förmiges Stück (Fig. 14 *Sc*), dessen hinteres, stark nach innen gebogenes Ende einen dem Scutellarfortsatz (F_1) nach Form und Lage homologen Fortsatz (F_2) treibt. An der vorderen Hälfte des Chitinstreifens, der dem Scutellum zu vergleichen ist, hängt ein aus breiter Basis sich verschmälernder stumpfer und flacher Anhang (Fig. 12, 14 *S*), aus dessen hinterer basaler Partie ein kräftiger, angelhakenartiger, nach außen gekrümmter Fortsatz (Fig. 14 *Sh*) entspringt, der lebhaft an die Scutalhöcker des Mesonotums erinnert. Wie ich später zeigen kann, hat er die gleiche Bedeutung wie jene. Die beschriebenen Teile (Fig. 14 *Mb*) verbindet eine schmale Membran, die ihnen beschränkte Bewegungen gestattet. Daher schiebt sich der hintere Fortsatz (Fig. 14 F_2) ein wenig unter den vorderen (*S*).

Es erübrigt noch, einer auffallenden Bildung zu gedenken, die für die Flügelbewegung große Bedeutung hat. Öffnet man nämlich den Thoraxpanzer vorsichtig vom Rücken her, so erblickt man in seinem hintersten Raum eine mächtige Spange (Textfig. 4*a* *Mph*), die, hart unter der Chitinhaut der Wölbung der vierten Rückenschuppe folgend (Fig. 12 *Mph*), von einer Seite auf die andre zieht. Sie führt den Namen Mesophragma. In der Mitte breit, muldenförmig ausgehöhlt und

durch vorspringende Leisten versteift (Fig. 12 *Mph*), verschmälert es sich gegen seine lateralen Enden, um schließlich unter abermaliger Verbreiterung mit der lateralen Hälfte der Intersegmentalfalte zwischen dem Scutellum und dem Metathorax fest zu verwachsen. Das Mesophragma ist also eine Intersegmentalbildung. Wie ich feststellen konnte, geht sie zu Beginn der Nymphenzeit aus vollkommen getrennten lateralen Einsenkungen der Intersegmentalmembran zwischen Meso- und Metanotum hervor. Während diese Anlagen bei manchen



Textfig. 4.

Mesophragma von hinten gesehen. Vergr. 6/1. *a*, von *Apis mellifica* ♂. *b*, von *Sirex gigas*. B_3, Hinterbein; *d*, Rückenschuppen; *Fh*, Hinterflügel; *Mph*, Mesophragma; *Sc*, Scutellum; *v*, Bauchschuppen; *III*, *V*, Segmente.

Hymenopteren zeitlebens getrennt bleiben, *Sirex* (Textfig. 4 *b Mph*), wachsen sie bei Apiden und Vespiden, wie wohl bei allen apocriten Hymenopteren in den hinteren Thoraxraum hinein und verschmelzen in der Medianlinie zu einer einheitlich wirkenden Spange (Textfig. 4 *a Mph*). Die Bedeutung des Mesophragmas erkennt man leicht, wenn man von hinten einen Druck auf dasselbe ausübt. Die lateralen Spangenenden schieben dann das Metanotum und das Scutellum schräg nach vorn, weil sie mit beiden Skeletteilen fest verwachsen sind. Vom lateralen Ende des Mesophragmas steht jederseits dicht hinter dem Scutellarfortsatz (Textfig. 5 F_1) ein kleiner Chitinhebel ab, dessen Funktion wir später kennen lernen werden.

Damit sind die Reliefeigentümlichkeiten des Meso- und Metathorax erschöpft. Um ihre Bedeutung für die Flügelbewegung würdigen zu können, will ich im nächsten Kapitel den Bau der Flügel und ihre Verbindung mit dem Hautskelet schildern.

b. Bau und Insertion der Flügel.

Das harmonische Zusammenwirken von Vorder- und Hinterflügel läßt von vornherein vermuten, daß beide nach dem gleichen Plan

gebaut sind. In der Tat stimmen sie, abgesehen von untergeordneten Verschiedenheiten in Bau und Entstehungsweise, vollkommen überein. Frühzeitig werden beide an der seitlichen Wand des zweiten und dritten Segmentes als Epithelhöcker angelegt und wachsen während der Nymphenzeit zu plattenförmigen Anhängen aus, deren Chitinbelag eine obere und untere Fläche erkennen läßt. Obgleich sich am völlig ausgebildeten Flügel beide Lagen nur noch an der Flügelbasis voneinander trennen lassen, empfiehlt es sich doch, die doppelwandige Natur der Flügel im Gedächtnis zu behalten, weil die Modellierung der Ober- und Unterseite nicht in allen Flügelbezirken gleichmäßig durchgeführt ist.

Von jeher hat man am Insektenflügel zwei sehr ungleich große Teile unterschieden: die große, dreieckige Flügelmembran oder den eigentlichen Flügel und die winzig kleine Flügelwurzel (Fig. 22 u. 23).

Während die erstere in ihrem ganzen Umfange stets sichtbar ist, entzieht sich die Wurzel am unverletzten Tier der Beobachtung, weil sie größtenteils in der zwischen Tergit und Sternit sich einsenkenden Tasche liegt und wenigstens am Vorderflügel durch die vom Scutum vorspringende, muldenförmig gehöhlte Tegula von oben her überdeckt wird.

Die Reliefeigentümlichkeiten der Flügelmembran wurden wiederholt bis ins kleinste Detail beschrieben, so daß man nichts Neues darüber sagen kann. Trotzdem will ich sie kurz schildern, soweit sie für die Mechanik der Flügelbewegungen bedeutungsvoll sind.

Abgesehen von mancherlei Unebenheiten, breitet sich die Flügelmembran flach aus und wird von einem System längs- und querverlaufender Chitinleisten (Adern) durchzogen, die sie festigen und gespannt erhalten. Dieses Adernetz, das am fertigen Flügel vollkommen einheitlich erscheint, ist in Wirklichkeit doppelt, da es an der Ober- und Unterseite der Flügel gleichmäßig verläuft.

Die Verteilung des Adernetzes gestaltet sich bei der Biene folgendermaßen. Die Hauptrolle spielen drei Längsadern, die von der Wurzel der dreieckigen Gestalt des Flügels entsprechend strahlenförmig divergierend gegen die Flügelspitze laufen. Sie sind um so kräftiger, je näher sie dem Vorderrande liegen.

Den Vorderrand des Vorderflügels umsäumt die Costalader (Fig. 22 *C*), deren basale Hälfte vom Flügelmal an (*FM*) in zwei dicht aneinander liegende Leisten gespalten ist. Obwohl die Systematik beide Leisten als Costal- (*C*) und Subcostalader (*Sb*) unterscheidet, kann man sie vom funktionellen Gesichtspunkt aus nicht trennen, zumal sie an der Basis und am Flügelmal (*Fm*) verschmolzen sind.

Die Medialader (Fig. 22 *M*) bezeichnet ungefähr die Mittellinie der Flügel. An sie schließt sich in einiger Entfernung vom Hinterrand die Analader (Fig. 22 *A*).

Die in dem schmäleren proximalen Teile des Flügels isoliert verlaufenden Längsadern hängen in der breiteren distalen Hälfte durch Queradern zusammen. Die Mehrzahl derselben interessiert uns hier nicht. Nur die beiden Submedialadern (Fig. 22 *Sm*), welche in Gemeinschaft mit der Medial- und Analader die Submedialzellen begrenzen, verdienen Beachtung.

Das Adernetz des Hinterflügels (Fig. 22) ist in Anpassung an seine untergeordnete Bedeutung wesentlich einfacher. Statt der Costal- und Subcostalader verläuft nur eine einzige Leiste der Vorderkante entlang (Fig. 22 u. 23 *C*). Medial- und Analader dagegen (*M*, *A*) behaupten ihren Platz. Das System der Queradern erleidet eine starke Reduktion. Insbesondere fehlt die zweite Submedialader (Fig. 23 *Sm*).

Auch die Flügelwurzel wurde schon sehr gründlich untersucht. Wenn man sie sorgfältig vom Thorax löst, durch Macerieren mit Kalilauge von den anhängenden Weichteilen befreit und in Kanadabalsam eingebettet unter dem Mikroskop betrachtet, so löst sie sich in ein Gewirr kompliziert gebauter und gelagerter Chitinstücke auf (Fig. 24), mit deren Beschreibung man viele Seiten füllen kann. Amans (1, 2, 3) und andre haben Größe, Form und Lage der Plättchen mit bewundernswerter Sorgfalt bei verschiedenen Hymenopteren beschrieben. Ich kann ihre Angaben für die Biene in vollem Umfang bestätigen, wenn auch specifische Differenzen nicht zu verkennen sind.

Diese minutiösen Beschreibungen haben jedoch das Problem des Bienenfluges seiner Lösung keinen Schritt näher gebracht, weil meine Vorgänger, verwirrt durch den Anblick ihrer Präparate, sich von der falschen Vorstellung leiten ließen, daß die Natur in der Flügelwurzel etwas fundamental Neues geschaffen habe. Da sie die Wurzel für sich studierten, gelangten sie zu dem Schluß, daß ihre Reliefbildungen in keinem morphologischen Zusammenhang mit dem Adernetz der Flügelmembran stünde.

Auch ich war beim Beginn meiner Studien in der Ansicht befangen, daß man am Flügel Membran und Wurzel scharf unterscheiden müsse und habe viel kostbare Zeit auf die mühsame Feststellung und Beschreibung der Wurzelplättchen verwendet. Nach und nach drängte sich mir aber die Überzeugung auf, daß die bisher übliche Gliederung des Flügels durchaus naturwidrig sei. Indem ich die Wurzel bei extremster Hoch- und Tiefstellung durch Entfernung des Meso- und

Metanotums freilegte und die Verschiedenheiten der Wurzel- und Flügelteile studierte, erkannte ich, daß man Wurzel und Membran als einheitliches Ganzes betrachten muß. Die Längsadern, welche konvergierend gegen die Flügelbasis ziehen, enden hier nicht, um völlig fremden Bildungen Platz zu machen, sondern setzen sich auf die Flügelbasis fort. Besonders klar läßt dies der einfach gebaute Hinterflügel erkennen (Fig. 23). Ohne merkliche Unterbrechung verlaufen Costal-(*C*) und Anal-(*A*)ader durch Membran und Wurzel. Sie geben dabei allerdings ihren geraden Verlauf auf, und biegen sich nicht nur nach hinten um, sondern erhalten auch eine reichere und kräftigere Modellierung. Die Chitinablagerung beschränkt sich aber durchaus auf die Oberseite des Flügels. Die Unterseite bleibt hier vollkommen membranös. Dazu kommt der Umstand, daß die basalen Enden der Flügeladern nicht mehr über eine ebene, sondern stark gekrümmte Fläche verlaufen, weil die Flügelwurzel etwa wie eine hohle Hand gewölbt ist, um sich dem Sternalbuckel anschmiegen zu können.

Der Erkenntnis des morphologischen Zusammenhanges zwischen dem basalen und distalen Flügelrelief, die von eminenter Bedeutung für das Verständnis des Flugaktes ist, reiht sich eine weitere, nicht minder wichtige Tatsache an.

Wenn man einen Bienenflügel aufmerksam betrachtet, sieht man dicht vor der Analader (*A*) einen ganz schmalen, hellen Streifen (Fig. 22 u. 23 *Mf*) verlaufen, der eine schwach chitinisierte Zone der Flügelmembran anzeigt. Er zieht an der durch einen kleinen Einschnitt bezeichneten Berührungsstelle der Analader mit dem hinteren Flügelrande beginnend, gegen die Flügelwurzel. Die Submedialadern (Fig. 22 u. 23 *Sm*), welche von der Medial- zur Analader senkrecht herüberziehen, werden durch diese helle Linie deutlich unterbrochen. Kontinuierlich fortlaufend, setzt sich der membranöse Streifen auf die Flügelwurzel fort (Fig. 15, 16, 24 Mf_1). Er wird hier sogar sehr breit und bildet eine die Flügelwurzel zerklüftende weite und tiefe Falte, die man besonders deutlich in den Figuren 15 und 16 sieht. Diese scheinbar ganz nebensächliche Eigentümlichkeit, die am dunkel gefärbten Flügel von *Xylocopa* mehr auffällt (Fig. 20 *Mf*) als am zarten Bienenflügel, beansprucht unser lebhaftestes Interesse; denn in dieser Zone faltet sich der Flügel seiner ganzen Länge nach, sobald wir ihn durch einen Druck auf das Scutum zur Hochstellung und Drehung zwingen. Sie markiert mithin eine Grenzlinie, durch die jeder Flügel in eine größere costale und eine schwächere anale Hälfte geteilt wird (Fig. 22 u. 23 *Cf*, *Af*). Es empfiehlt sich, diese Gliederung der weiteren

Betrachtung zugrunde zu legen, weil beide Hälften sich während des Flugaktes verschieden verhalten.

Im Costalfeld (Fig. 23 *Cf*) des Vorderflügels verlaufen Costal-, Subcostal- und Medialader (*C*, *Sb*, *M*). Von ihnen tritt die Medialader (*M*) in keine Beziehungen zu den Chitinbildungen der Wurzel, sie endet ziemlich unvermittelt in der Übergangszone zwischen Flügelmembran und Wurzel (Fig. 22 *M*). Dagegen setzt sich die Costalader (Fig. 23 *C*), nachdem sie sich mit der Subcostalader (Fig. 23 *Sb*) vereinigt hat, kontinuierlich auf die dorsale Wand der Flügelbasis fort (Fig. 23 *W*). Sie biegt dabei leicht nach hinten um und verliert sich in einer breiten, stark chitinisierten Partie der Flügelwand. Diese Zone besteht scheinbar aus mehreren Platten. In Wirklichkeit sind es aber nur stärker modellierte und chitinisierte Felder eines einheitlichen Areales. Besonders deutlich treten zwei Stücke hervor, die ich als Costal- und Präcostalplatte (Fig. 15—17) bezeichnen will.

Die stark gewölbte Costalplatte (Fig. 16 *Cp*) ist eine Verbreiterung der hinteren Kante der Costalader (*C*). Ihre freien, abwärts gekrümmten Ränder (Fig 16 *Cp*) springen dachartig nach hinten über die Furche (Fig. 16 Mf_1), welche die Flügelwurzel durchzieht, frei vor. Nur die der Analader (Fig. 16 *A*) benachbarte Ecke stützt ein kleiner Chitinpfeiler (Fig. 16 *x*), der gelenkig mit dem Ende der Analader verbunden ist. Unter der Costalplatte und locker mit ihr verbunden liegt gewissermaßen eine Etage tiefer ein hakenförmiges Chitinstück (Fig. 16 *h*), das mit einem kleinen schnabelähnlichen Ende über die basale Kante derselben hervorschaut.

Den Vorderrand der Costalader ziert die nach vorn geneigte Präcostalplatte (Fig. 16, 24 *Cpr*) als ein dreieckiges Chitinstück, dessen distale zugespitzte Hälfte dicht behaart ist, während die basale Kante eine gelenkhöhlenartige Vertiefung trägt (Fig. 16 u. 17 *y*). In ihr articuliert das Endstück der Costalader, das ich den Wurzelstift nenne (Fig. 15, 16, 17 *Wst*). Amans bezeichnet ihn als Sigmoide. Er ist durch seine Form und Lage ausgezeichnet und spielt eine große Rolle bei den Flügelbewegungen. Am besten läßt er sich einem Schraubenschlüssel vergleichen, dessen oberer Schenkel (Fig. 16 u. 17 *a*) sich an die Präcostalplatte ansetzt, während der untere (Fig. 17 *b*) den Chitinhaken (*h*) von hinten und unten umfaßt. Beide Äste sitzen auf einem langen, spitz auslaufenden Stiel (Fig. 17 *c*), der nahezu rechtwinkelig gegen seine Schenkel abgeknickt, sehr schräg nach hinten und unten gerichtet ist. Von der den Schenkeln entgegengesetzten Seite des Stiftes entspringt ein nach oben schauender, knorriger Höcker

(Fig. 17 *Stf*), den ich als Stielfortsatz anspreche. Er begrenzt einen kleinen, nach oben offenen Ausschnitt des Wurzelstiftes.

Der Verlauf der Costalader im Wurzelteil des Flügels ist für die Flugmechanik außerordentlich wichtig. Mit dem Übergang auf die gewölbte Fläche der Flügelbasis krümmt sie sich in sanftem Bogen nach hinten, um dann im Wurzelstift ziemlich unvermittelt und steil nach hinten und unten zu verlaufen. In der ganzen Ader ist nur an der Berührungsstelle des Wurzelstiftes mit den vorhergehenden Chitingebilden eine gelenkige Unterbrechung vorhanden, der übrige Teil bildet eine einheitliche starre Leiste.

Wesentlich einfacher liegen die Verhältnisse im analen Flügelbezirke. Die Analader findet ihre Fortsetzung an der Flügelbasis in einer starren Chitinleiste (Fig. 17 *Pf*), die, in jeder Flügellage rechtwinkelig gegen die Analader abgeknickt, wie ein Pfeiler unter ihrem verdickten Ende steht. Da sie tatsächlich ein Träger der hinteren Flügelpartie ist, wie ich später schildern werde, bezeichne ich sie als Analpfeiler. Sein unteres Ende biegt unter starker Verbreiterung nach vorn um (Fig. 17 Pf_1) und schafft einen breiten Sockel für den aufwärts gerichteten Schenkel, an den sich nach hinten drei kleine sattelförmige Chitinstückchen anschließen (Fig. 24 *s*).

Der Hinterflügel ist nach dem gleichen Plan gebaut wie der Vorderflügel. Ein Blick auf die Fig. 15 und 19 belehrt uns, daß wir die Teile der Vorderflügelwurzel ohne jegliche Schwierigkeit am Hinterflügel wiederfinden. Ihr Konnex mit Costal- (Fig. 15 *C*) und Analader (Fig. 15 *A*) tritt viel klarer zutage, als am Vorderflügel, weil ihre Modellierung einfacher ist. Wohl machen sich Form- und Größenunterschiede bemerkbar, aber sie sind zu nebensächlich, um hier genauer analysiert zu werden. Nur auf die plumpere und einfachere Gestalt des Wurzelstiftes will ich hinweisen (Fig. 15 *Wst*). In Fig. 15 *h* erkennt man auch sehr gut den winkelförmigen Chitinhaken *h*, dessen einer Schenkel an die Unterseite der Costalplatte (*Cp*) stößt, während der andre in den Ausschnitt des Wurzelstiftes (*Wst*) hineinragt.

Nachdem wir den Bau des Flügels kennen gelernt haben, erhebt sich die wichtige Frage, wie die Flügelwurzel mit dem Meso- bzw. metathoracalen Hautskelet in funktionellen Zusammenhang tritt. Die Verbindung erfolgt in höchst einfacher Weise. Während der frühen Nymphenzeit hängen die Flügel, wie bekannt, als flache Platten an der seitlichen Thoraxwand. Sobald sich aber die einzelnen Ringe in Bauch- und Rückenschuppe gliedern, rückt die basale Partie der Flügelwurzel nach und nach zwischen Rücken- und Bauchplatte des

Meso- und Metathorax, indem sich die Lateraltasche rings um den Wurzelstift tütenförmig schräg nach hinten und unten einsenkt. Ist der Stiel des Wurzelstiftes auf diese Weise fast vollständig unter den lateralen Rand des Scutums geschoben (Fig. 18 *Wst*), so umfassen ihn die beiden Scutalhaken (Fig. 18 *II d*) oberhalb seines Stielfortsatzes (Fig. 18), während sein Ende sich mit der Spitze des Scutellarfortsatzes verbindet (Fig. 18 F_1). Die Reliefbildungen der analen Flügelpartie können dem Wurzelstift schon deswegen nicht folgen, weil sie wesentlich kürzer sind. Sie gehen keine innigen Beziehungen zum Mesonotum ein, sondern bleiben außerhalb des Chitinpanzers. Der Analpfeiler (Fig. 18 *Pf*), der rechtwinkelig nach unten gegen die Analader abgebogen ist, bildet sich zum Träger der analen Flügelpartie aus, indem er mit seinem verbreiterten Sockel auf der abgerundeten Kante des Mesosternums fußt (Fig. 18 *II v*). Diese Stütze ist notwendig, um den ruhenden Flügel in der horizontalen Lage zu erhalten. Wenn nämlich der Flügel in die Lateraltasche hineingezogen wird, legt sich seine gewölbte Basis über die Sternalkante, bis ihre vordere Partie ein Widerlager auf dem Sternalbuckel findet. Da aber der Buckel nach hinten abfällt, müßte sich die anale Flügelpartie senken, bis ihre Basis Halt an der Sternalkante gewänne. Eine horizontale Flügellage wäre dann ganz undenkbar. Daher stellt die Natur unter die Analader den Pfeiler und gleicht so in wunderbarer Weise den Höhenunterschied zwischen dem Sternalbuckel und der tieferliegenden analen Kante des Mesosternums aus.

Abgesehen von der Lateralmembran, die alle Teile der Wurzel mit den benachbarten Skeletelementen vereinigt, erfolgt also die Verbindung des Flügels mit dem motorischen Apparat einzig und allein durch den Wurzelstift. Durch seine Vermittlung treten Scutum und Scutellum aber nicht mit der ganzen Flügelfläche, sondern nur mit der größeren costalen Partie in Verbindung. Das ist eine wichtige Tatsache, deren Tragweite noch dadurch gesteigert wird, daß die schräge Lage des Wurzelstiftes sich der Druckrichtung von Scutum und Scutellum ausgezeichnet anpaßt. Wie ich im ersten Abschnitt geschildert habe, kann sich auch das Scutum nur nach hinten und unten verschieben, während die Exkursionen des Scutellums in entgegengesetzter Richtung schräg nach vorn und oben gehen. Es bedarf keiner langen Erklärung, daß in diesen Wechselbeziehungen der Schlüssel zur Lösung des Flugproblems gegeben ist, denn die Verschiebungen des Wurzelstiftes müssen sich bei seinem innigen Zusammenhang mit der

Costalader auf das Costalfeld der Flügel übertragen. Welche Folgen das für die Flügellage hat, wird im nächsten Abschnitt zu untersuchen sein. Hier muß ich nur noch auf die bedeutsame Tatsache hinweisen, daß das Scutum bzw. das Scutellum jederseits nur an einem Punkt auf den Wurzelstift wirken können. Darin liegt die Erklärung für den synchronen Verlauf der Vertikal- und Drehbewegungen jedes einzelnen Flügels.

Die Insertion des Hinterflügels am Metathorax erfolgt nach dem gleichen Prinzip wie beim Vorderflügel (Fig. 19). Der schräg nach hinten und unten gerichtete Wurzelstift (Fig. 19 *Mst*) wird beim Einziehen des Flügels in die Lateraltasche von dem angelhakenartigen Fortsatz (*Sh*) des vorderen Vorsprunges (*S*) am Metanotum umfaßt. Seine Spitze verbinden weiche Membranen mit der hinteren fußförmigen Verlängerung der dritten Rückenplatte (F_2).

Der Anschluß des Flügels an den motorischen Apparat erfolgt also bei der Biene nach total andern Prinzipien als beim Vogel, obwohl die Flugbewegungen nicht wesentlich verschieden zu sein scheinen. Während dem Vogelflügel ein Kugelgelenk mannigfache Exkursionen im Raume gestattet, sehen wir bei der Biene eine hebelartige Verbindung der einzelnen Teile des Flugapparates. Mit seiner Basis zwischen die etwas gegeneinander verschobenen Ränder der Bauch- und Rückenplatten eingelenkt, muß der Flügel auf Verschiebungen der Segmentteile durch Ausschläge seines frei vorragenden Teiles reagieren. In welchem Umfange er das tut, darüber herrschen ganz irrige Meinungen. Die älteren Autoren, soweit sie sich überhaupt mit der Mechanik des Flügels befaßt haben, sind der Ansicht, daß durch die Lageveränderungen der Rückenplatten lediglich vertikale Schwingungen ausgelöst werden könnten. Die Drehbewegungen dagegen wurden bisher auf den Luftwiderstand zurückgeführt. Ich habe bereits im ersten Kapitel (S. 526) ausgesprochen, daß diese Ansicht durch das Experiment widerlegt wird, welches durch den gleichzeitigen Verlauf von Vertikal- und Drehbewegungen auf einen gemeinsamen Antrieb für beide Bewegungsformen hinweist. Derselbe ist in einem komplizierten Muskelapparat gegeben, dessen Anordnung und Wirkungsweise wir im nächsten Abschnitt studieren wollen.

c. Anordnung und Wirkungsweise der Muskeln.

Die Verschiedenheit der Konstruktionsprinzipien, welche den Bau des Vogel- und Bienenflügels beherrschen, kommt in der Anordnung

der Muskulatur recht klar zum Ausdruck. Während in den Vogelflügel Muskeln ziemlich weit hineinziehen, um an seinen Skeletteilen zu inserieren, ist dies beim Bienenflügel nicht der Fall. Wohl greifen durch Vermittlung langer Chitinsehnen zahlreiche kleine Muskeln an seine Basis, aber zwischen die Chitinlamellen dringen sie nicht ein. Die grobe Präparation zeigt sogar, daß die Hauptmasse der Flügelmuskulatur nicht direkt mit ihnen in Verbindung tritt. Diese Tatsachen sind bekannt und haben zur Unterscheidung von direkten und indirekten Flugmuskeln geführt. Mit den topographischen Differenzen harmoniert ihre funktionelle Bedeutung. Während die indirekten Muskeln die eigentlichen Flugbewegungen auslösen, kommen die direkten nur für Verschiebungen in der Horizontalen in Frage.

Zahlreiche Muskeln strahlen von der seitlichen Wand des Sternums direkt an die Flügelbasis. Sie besitzen ausnahmslos einen relativ geringen Umfang, weil die mächtigen indirekten Flugmuskeln fast den ganzen Thorax ausfüllen. Infolge ihrer geringen Größe entgehen sie leicht der Beachtung, so daß es verzeihlich ist, wenn manche Autoren, wie Luks (12) sie ungenau angegeben haben. Zuverlässig sind die Beschreibungen von Amans (1, 2, 3) und Janet (6).

Die direkten Muskeln bewirken, soweit sich überhaupt die Funktion jedes einzelnen Muskelchens eruieren läßt, lediglich Exkursionen in der Horizontalebene, indem sie die Flügel aus der Ruhelage in die Flugstellung bringen und umgekehrt.

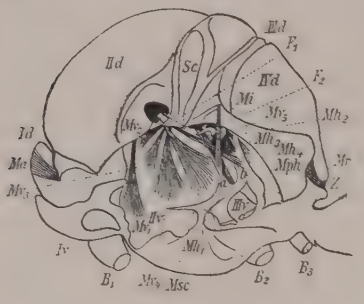
An die Wurzel des Vorderflügels greifen fünf Muskeln an (Textfig. 5 Mv_1—$_5$). Von ihnen inseriert einer an seinem vorderen Ende (Mv_1). Er zieht aus der vorderen Partie des Mesosternums (*II v*) dicht hinter dem ersten Stigma dorsalwärts bis zu einem kleinen der Präcostalplatte benachbarten Plättchen. Seine Wirkungsweise ergibt sich aus seiner Ansatzstelle und seiner Richtung. Ohne Zweifel bringt er den Flügel aus der Ruhestellung in die Fluglage.

An die hintere Hälfte der Wurzel heften sich vier Muskeln. Drei davon (Mv_2—$_4$) gehen dicht nebeneinander von vorn her an die weiche Falte, welche die Flügelbasis in eine costale und anale Hälfte teilt. Wie man sich durch das Experiment überzeugen kann, kehrt bei ihrer Kontraktion der Flügel nach Beendigung des Fluges in die Ruhelage zurück. Die merkwürdige Tatsache, daß dazu drei Muskeln nötig sind, findet vielleicht in dem beschränkten Raum ihre Erklärung; da zu einem Muskel der Platz nicht reicht, wird seine Masse in drei Portionen über die laterale Wand des Mesosternums verteilt.

Während die drei Retractoren vor dem Analpfeiler inserieren,

setzt sich an dem ersten seiner Basis von hinten her anliegenden Chitinplättchen ein kleiner, sehr langer Muskel an, der zum hinteren Ast des Sternalgerüstes zieht (Mv_5). Über seine Funktion kann man im Zweifel sein. Vielleicht darf man ihn als Antagonisten der drei Retractoren ansprechen. Da beim Zurücklegen der Flügel der Analpfeiler, dem Zug der Retractoren nachgebend, umfallen könnte, ist der Muskel vielleicht dazu bestimmt, den Pfeiler in senkrechter Lage zu erhalten, so daß die Flügel auch in der Ruhe horizontal stehen bleiben.

Die vier direkten Muskeln (Textfig. 5 Mh_1—$_4$) des Hinterflügels sind ähnlich angeordnet wie am Vorderflügel. Aber während die Vorderflügelmuskeln sich über die breite Fläche des Mesosternums übersichtlich verteilen, drängen sie sich in der kleinen lateralen Partie des Metasternums dicht zusammen.



Textfig. 5.

Direkte und kleinere indirekte Flugmuskeln. Innenansicht der rechten Thoraxhälfte. Vergrößerung 12/1. *a*, vordere Spange des sternalen Stützgerüstes; B_{1-3}, Beine; *b*, hintere Spange des sternalen Stützgerüstes; *d*, Rückenschuppen F_1, Scutellarfortsatz; F_2, hinterer Fortsatz des Metanotums; Mv_{1-5}, Vorderflügelmuskeln; *Ma*, Retractor des Scutums; Mh_{1-4}, Hinterflügelmuskeln; *Mi*, Muskel des Chitinhebels; *Mph*, Mesophragma; *Mr*, Retractor des Mesophragmas; *Msc*, Retractor des Scutellums; *Sc*, Scutellum; *v*, Rückenschuppen; *z*, Insertionsstelle des Muskels *Mr*; *I*—*IV*, Segmente.

Unter dem umgeschlagenen Vorderrande des Metasternums entspringend, zieht ein Vorziehmuskel (Mh_1) an eine verhärtete Stelle der vorderen Flügelwurzel. An der analen Basis des Hinterflügels liegen die Verhältnisse umgekehrt als am Vorderflügel. Von vornher greift nur ein kleiner, an der lateralen Wand des Metasternums fixierter Muskel (Mh_2) an das Analfeld, während zwei größere Muskeln, von denen der eine (Mh_3) neben dem vorgenannten, der andre (Mh_4) in der vorderen Partie der vierten Rückenschuppe entspringt, sich an einem weiter hinten von der Basis des Flügels nach innen vorragenden Fortsatz anheften. Sie wirken wohl in ähnlicher Weise als Retractoren wie am Vorderflügel.

Für die Flügelbewegungen in der Horizontalebene spielt sicher der Wurzelstift die Rolle einer Drehachse. Bei dem innigen Zusammenhange der basalen Chitinteile ist es gar nicht anders denkbar, als daß der Flügel sich um den von den Scutalhaken bzw. dem angelhakenartigen Zapfen des Metanotums umklammerten Stiel des Wurzelstiftes dreht. Gleichzeitig allerdings dreht sich wohl die Achse mit, da sie mit der Flügelwurzel verbunden ist.

Für die eigentlichen Flugbewegungen kommen nur die indirekten Muskeln in Frage. Obwohl an Zahl gering, sind sie außerordentlich mächtig entwickelt und füllen fast den ganzen Thoraxraum aus, so daß für die übrigen Organe kaum noch Platz bleibt. Abgesehen von einigen kleineren Muskelzügen finden sich vier mächtige Muskelpakete, von denen das eine Paar vertikal, das andre longitudinal den Thorax durchsetzt (Taf. XX, Fig. 27, 28 *Vm*).

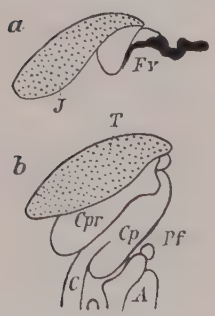
Die Vertikalmuskeln (Fig. 28 *Vm*) liegen in der größeren lateralen vorderen Partie des Mesothorax als zwei keilförmige, nach unten breit ausstrahlende Fasermassen, welche sich zwischen Bauch- und Rückenplatte ausspannen. Da das Mesonotum (Fig. 27 *II d*) viel weiter kopfwärts reicht, als das Mesosternum (Fig. 27 *II v*), verlaufen die Muskeln nicht senkrecht zwischen Ventral- und Dorsalwand, sondern schräg von vorn und oben nach unten und hinten. Dieser Verlauf gibt wichtige Aufschlüsse über ihre Wirkungsweise.

Wenn diese beiden Muskeln sich kontrahieren, wird die vordere Hälfte des Scutums, die beweglich mit dem Prothorax verbunden ist (Fig. 27 *I d*), schräg nach hinten und unten gezogen. Sie folgt dem Muskelzug willig, weil der postsegmental-laterale Rand des Scutums, durch eine weiche Membran mit dem Scutellum vereinigt, sich schräg nach hinten und unten über die seitliche abgeflachte Partie des Scutellums schieben kann. Bei der innigen Verbindung des Scutums mit der Flügelbasis überträgt sich der Druck auf den Wurzelstift. Der Effekt ist zunächst eine Verschiebung desselben nach unten, der ein Ausschlag des frei vorstehenden Flügels nach oben folgt, weil ein Ausweichen nach unten durch die Sternalkante verhindert wird. Infolgedessen nähert sich die Spitze des sich aufrichtenden Wurzelstiftes der Sternalkante (Fig. 16 *Wst*). Nun schaut aber weder der Wurzelstift senkrecht nach unten, noch erfolgt der Druck des Scutums in dieser Richtung, vielmehr zielen beide schräg nach hinten. Daher muß der obere Schenkel des Wurzelstiftes, der an der Präcostalplatte hängt, diese Platte nach hinten herüber zerren (Fig. 16 *Cpr*). Dank der engen Verbindung der Costalader mit der Präcostalplatte wird der Zug auf die distale Flügelpartie übertragen. Ihm kann jedoch nur die costale Flügelhälfte nachgeben, weil nur sie durch die im Wurzelstift endende Costalader an den motorischen Apparat angeschlossen ist. Sie dreht sich um nahezu 90° nach oben und hinten, so daß man, wie im ersten Abschnitt geschildert wurde, bei Betrachtung der extremsten Hochstellung ihre Unterseite von vorn überschauen kann. Das Analfeld, das beim Hochschnellen des Flügels als Anhängsel der Costalpartie

selbstverständlich die Vertikalschwingungen mitmachen muß, wird durch die Drehbewegung nicht im geringsten irritiert, denn sie steht in keinem engeren funktionellen Zusammenhang mit dem Scutum und dem Wurzelstift. Gestützt auf den Analpfeiler bewahrt sie ihre ursprüngliche Lage. Der Flügel faltet sich daher der Länge nach in der membranösen Zone (Fig. 16 Mf,Mf_1), indem sich die hintere Partie des Costalfeldes sternalwärts senkt. Die Folgen des Vorganges treten besonders deutlich an der Flügelwurzel zutage. Die Costalplatte schiebt, indem sie sich um den an der Analader articulierenden Fortsatz (x) etwas dreht, ihre anale Partie nach hinten und unten herunter, so daß ihr basales Ende in die tiefe Tasche (Mf_1) hineinragt, welche die Flügelwurzel spaltet.

Diese Verschiebung wird jedoch erst durch den analen Abfall des Sternalbuckels ermöglicht. Verliefe die Sternalkante horizontal, so könnte sich das Costalfeld des Flügels niemals schief stellen.

Den Grad der Drehung, welche der Vorderflügel auf diese Weise ausführt, kann man sehr gut an seiner Stellung zur Tegula abschätzen, die unverrückbar an der seitlichen Wand des Scutums befestigt ist.



Textfig. 6.

Lagebeziehungen des Flügels zur Tegula (punktiert). *a*, bei extremer Hochstellung, *b*, bei extremer Tiefstellung. Vergrößerung 12/1. *A*, Analader; *C*, Costalader; *Cp*, Costalplatte; *Cpr*, Präcostalplatte; *Fv*, Flügel; *Pf*, Analpfeiler; *J* u. *T*, Tegula.

Bei extremster Hochstellung dreht sich die Flügelwurzel (Textfig. 6 *a Fv*) so weit nach hinten, daß sie nur von einer kleinen analen Partie der Tegula (*J*) bedeckt wird.

Den Verschiebungen des Wurzelstiftes nach hinten und unten stellt die innige Verbindung seiner Spitze mit dem Scutellarfortsatz scheinbar ein Hindernis entgegen. Derselbe wird aber durch einen vom Fortsatz breit an die seitliche Körperwand ausstrahlenden Muskel (Textfig. 5 *Msc*) ausgeschaltet, der den Scutellarfortsatz nach unten und hinten zieht.

Mit außerordentlich einfachen Mitteln wird also eine große und mannigfache Wirkung erreicht. Durch einen einzigen, kräftigen Ruck der beiden Vertikalmuskeln werden Hochstellung und Drehung des Vorderflügels veranlaßt. Am rechten und linken Flügel gehen diese Bewegungen durchaus synchron vor sich, weil die paarigen Muskeln nur durch Vermittlung einer einheitlichen Platte auf den Wurzelstift wirken können.

In genau derselben Weise wird der Hinterflügel gehoben und gedreht.

Ein Muskelpaar (Fig. 19 *Mm*) setzt sich jederseits an den hinteren Fortsatz (Fig. 19 F_2) des Metanotums an, um schräg nach hinten und unten an das sternale Endoskelet zu ziehen. Unter seinem Einfluß geht der Wurzelstift schräg nach hinten und unten. Der Effekt ist derselbe wie am Vorderflügel.

Sobald die Kontraktion der großen mesosternalen Vertikalmuskeln nachläßt, geht das Scutum (Fig. 27 *II d*) wieder in die Höhe, teils dank seiner federnden Verbindung mit dem Scutellum (Fig. 27 *Sc*), teils dem Zuge der Muskeln (Fig. 27 *Ma*) folgend, welche seinen vorderen Rand mit dem Prothorax verbinden. In demselben Moment treten die Longitudinalmuskeln (Fig. 29 u. 30 *Lm*) in Aktion, die rechts und links vom Herzen (Fig. 29 *H*) und dorsal vom Darm (*D*) die mittlere Partie des Thorax ausfüllen. Sie strahlen sehr schräg von der mittleren verbreiterten Partie des Mesophragmas (Fig. 29 u. 30 *Mph*) an das Scutum, dessen ganze mediane Zone vom vorderen bis zum hinteren Rande (Fig. 30 *II d*) sie beanspruchen. Ahmt man an einem frisch getöteten Tier die Wirkungen der Longitudinalmuskeln durch einen Druck auf die vierte Rückenplatte oder nach ihrer Entfernung direkt auf das Mesophragma nach, so stoßen die lateralen Enden des Mesophragmas (Fig. 21 *Mph*), die mit dem Scutellum (*Sc*) fest verwachsen sind, den Scutellarfortsatz (F_1) samt dem an ihm befestigten Wurzelstift in schräger Richtung nach vorn und oben, so daß er sich wieder von der Sternalkante entfernt (Fig. 17 *Wst*). Derselbe schiebt mit seinem unteren Schenkel (Fig. 17 *b*) den hart unter der Costalplatte liegenden Chitinhaken (*h*) in die Höhe. Infolgedessen hebt sich die anale Partie der Costalplatte, so daß sich die gehöhlte Basis der Flügel über den Sternalbuckel nach außen rollend nach vorn herunter neigt. Da der distale Flügelteil dieser Bewegung folgen muß, senken sich die Vorderflügel nicht bloß, sondern stellen ihre Costalfläche schräg nach vorn und unten. Betrachtet man den Vorderflügel bei extremer Tiefstellung (Fig. 17), nach vorsichtiger Entfernung des Mesonotums von hinten, so sieht man von seinen Basalteilen außer dem schief gestellten Wurzelstift (*Wst*) und dem Chitinhaken (*h*) nur den Hinterrand der Costalplatte (*Cp*) und den steil aufgestellten Analpfeiler (*Pf*), weil die Flügelwurzel nach vorn überhängt. An der Tegula (Textfig. 6 *b T*) gemessen, ist der Drehungsausschlag so groß, daß die Costalkante des Flügels (*C*, *Cpr*) mit dem Vorderrand der Deckschuppe (*T*) fast in gleicher Linie steht.

Vollkommen gleichzeitig mit dem Vorderflügel vollführt der Hinterflügel die gleichen Bewegungen. In demselben Moment, in

dem das Scutellum vorgeschoben wird, rückt auch das Metanotum in der gleichen Richtung vor. Dieses harmonische Zusammenarbeiten der beiden Dorsalplatten ist in der intersegmentalen Lage des Mesophragmas begründet, welches sowohl am hinteren Rande des Meso- als auch am vorderen des Metathorax inseriert (Fig. 21 *Mph*). Der Muskelapparat für die Senkbewegungen ist also gegenüber den Hebemuskeln wesentlich vereinfacht. Während für Vorder- und Hinterflügel gesonderte Vertikalmuskeln vorhanden sind, genügt der Druck eines einzigen Muskelpaares, um beide Flügel zugleich zu senken und zu drehen.

Nach dem Erschlaffen der Longitudinalmuskeln ziehen zwei kleine Muskeln, welche, von einem unbedeutenden Fortsatz der vierten Rückenschuppe hart über dem Hinterleibsstiel (Fig. 29 u. 30 *IV d*) entspringend, seitlich ausstrahlen, das Mesophragma in die Ruhelage zurück. Ob ein winziger Muskel (Textfig. 5 M_2), der sich zwischen dem vorderen Ast des Sternalgerüstes und einem kleinen am lateralen Mesophragma herunterhängenden Chitinhebel ausspannt (Textfig. 5 *Mi*), dazu dient, die vordere Partie des Mesophragmas zurück und herunterzuziehen, vermag ich nicht zu entscheiden. Möglicherweise wirkt er durch Vermittlung kleiner Chitinstückchen (Fig. 24 *s*) zusammen mit dem direkten Muskel Mv_5 (Textfig. 5), um den Analpfeiler aufrecht zu erhalten.

Man hat sich die Wirkungsweise der Longitudinalmuskeln bisher anders vorgestellt. Da sie sich vorn an das bewegliche Scutum ansetzen, erschien als nächster Effekt ihrer Kontraktion nur eine Verschiebung des Scutums selbst denkbar. Man kam natürlich durch diese Annahme in Schwierigkeiten, denn dieselbe Platte, welche die Flügel hebt, sollte sie auch senken. In dem Bemühen, diesen Widerspruch zu beseitigen, gelangte man zu ganz irrigen Vorstellungen über die Wirkung der Longitudinalmuskeln. Janet (6) z. B., der sich in jüngster Zeit mit demselben Problem beschäftigt hat, glaubte in der Elastizität des Chitins die Lösung gefunden zu haben. Wenn sich durch die Kontraktion der Longitudinalmuskeln die vorderen und hinteren Ränder des Mesonotums einander nähern, soll sich das Gewölbe des Scutums gegen den Rücken zu erhöhen und den Seitenrand heben. Dadurch soll die Flügelwurzel nach aufwärts verlagert werden, so daß der Flügel nach unten ausschlägt.

Obgleich diese Vorstellung verlockend klingt, ist sie nicht richtig, denn in Wirklichkeit kann sich das Scutum nicht in der Kraftrichtung der Longitudinalmuskeln bewegen. Nur das Mesophragma ist in dieser Richtung verschiebbar. Um das zu verstehen, muß man sich an die

eigenartige Verbindung des Scutums mit den benachbarten Skeletstücken erinnern. Seitlich und vorn durch Membranen an Scutellum, Mesosternum und Pronotum angeheftet, verwächst es in der medianen Partie seines Hinterrandes fest mit dem Scutellum. Die in der Nachbarschaft dieser Verwachsungsnaht inserierenden Longitudinalmuskeln können daher keine Verlagerung des Scutums bewirken, zumal die feste Versteifung des Scutellums jedem Druck widersteht. Nur die untere und vordere Partie des Mesonotums könnte dem Muskelzuge folgen, wenn ihm nicht die beiden Muskeln entgegenwirkten, welche den präsegmentalen Rand des Scutums mit dem Prothorax verbinden (Fig. 30 *Ma*). Sie scheinen zwar im Vergleich zu den Longitudinalmuskeln schwach entwickelt und ihrer Aufgabe als Antagonisten wenig gewachsen, aber man muß bedenken, daß sie nur die Wirkung der ventralen Fasern auszugleichen brauchen, da die dorsalen an der festliegenden analen Partie des Scutums einen Widerstand finden.

Am Schlusse meiner Untersuchung fasse ich die Resultate kurz zusammen.

Ausgehend von der Beobachtung, daß durch einen Druck auf den Thorax der Flügel in vertikale und drehende Bewegungen versetzt werden kann, gelangte ich im Gegensatz zur bisherigen Auffassung zu der Überzeugung, daß der Synchronismus beider Bewegungsformen nur in der Einheitlichkeit des Antriebes, d. h. in der Muskelwirkung, Erklärung findet. Die eingehende morpho-physiologische Analyse des Flügelmechanismus hat den einwandfreien Nachweis geliefert, daß meine Ansicht richtig war. Alle Teile des Flugapparates sind in so wunderbarer Weise aneinander gefügt, daß ein Muskelzug in vertikaler oder longitudinaler Richtung ausreicht, um alle komplizierten Bewegungen auszulösen, da er nur einen einzigen Angriffspunkt an der Flügelwurzel findet. Obgleich ich überzeugt bin, das Problem des Insektenfluges seiner Lösung etwas näher gebracht zu haben, darf man doch meine Befunde nicht ohne weiteres auf andre Insektengruppen übertragen. Soweit ich nach gelegentlichen Beobachtungen urteilen kann, unterliegt der Flugmechanismus selbst innerhalb der Insektenklasse großen Variationen. Sie einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, wäre eine lohnende und dankenswerte Aufgabe.

Erlangen, 15. Dezember 1909.

Literaturverzeichnis.

1. P. C. Amans, Essai sur le vol des insectes. Revue des scienc. naturelles. Montp. Paris. sér. 3. Tom. II. p. 469—490. 1883.
2. — Essai sur les organes du vol des Hyménoptères. Ibid. sér. 3. Tom. III. p. 485—522. 1884.
3. — Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Des organes du vol chez les insectes. Annales des scienc. naturelles. Zool. sér. 6. Tom. XIX. 1885.
4. S. Chabrier, Essai sur le vol des insectes. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. Tom. XIII. Cah. 3. 4. 1822. Mir war nur der Auszug der drei Bände über den Flug der Insekten zugänglich in Meckels Archiv für Physiologie. Bd. VII. S. 588. 1822.
5. Digges, Der Bienenflug. Irish Bee Journal 1908.
6. Charles Janet, Notes sur les Fourmis et les Guêpes. Extraits des comptes rendus des séances de l'académie des Sciences. 15. (Sur le mécanisme du vol chez les insectes.) 1899.
7. — Observations sur des Guêpes. Ibid. 1903.
8. M. Jurine, Observations sur les ailes des Hyménoptères. Memoire della reale Accademia d. sc. di Torino. (Recueil des Mém. de l'académie des sciences de Turin.) Tom. XXIV. 1820.
9. H. Landois, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVII. 1867.
10. P. A. Latreille, De la formation des ailes des insectes. Mémoire sur divers sujets de l'histoire naturelle des insectes, de géografie ancienne et de chronologie. Paris. Heft 10. 1819.
11. R. Lendenfeld, Beitrag zum Studium des Fluges der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. Biol. Centralblatt XXIII. 1903.
12. C. Luks, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jenaische Zeitschrift für Naturw. und Medizin. Bd. XVI. 1883.
13. M. E. J. Marey, Mém. sur le vol des insectes et des oiseaux. Annales des sciences nat. Sér. 5, Zool. Tom. XII. 1869.
14. — Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 6 année. 1869.
15. P. Bachmetjew, Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXLIV. S. 1. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen:

A, Analader;
Af, Analfeld;
a, oberer Schenkel des Wurzelstiftes;
as, vorderer Ast des sternalen Stützgerüstes;
$B_{1—3}$, Beine;

bs, hinterer Ast des sternalen Stützgerüstes;
b_2, Mesosternalbuckel;
b_3, Metasternalbuckel;
C, Costalader;
Cf, Costalfeld;
Cp, Costalplatte;
Cpr, Präcostalplatte;
c, Stiel des Wurzelstiftes;
D, Darm;
d, Rückenschuppen;
F, Sperrhöcker des Scutellums;
Fh, Hinterflügelhäkchen;
$Fl_{1, 2}$, Vorder- u. Hinterflügel;
Fm, Flügelmal;
F_1, Scutellarfortsatz;
F_2, hinterer Fortsatz des Metanotums;
H, Herz;
h, Chitinhaken;
he, Chitinhebel;
K, Chitinkamm des sternalen Stützgerüstes;
Lm, Indirekter Longitudinalmuskel;
L, L_1, Leistenförmige Versteifungen;
M, Medialader des Mesosternums;
Ma, Muskel zwischen Scutum und Prothorax;
Mb, Membran;
Mf Mf_1, Membranfalte;
Mph, Mesophragma;
Mr, Retractor des Mesophragmas;
Pf, Analpfeiler;
Pf_1, Basalplatte des Analpfeilers;
S, vorderer Fortsatz des Metanotums;
Sb, Subcostalader;
Sc, Scutellum;
Sf, Scutalhöcker;
Sh, Haken des Metanotums;
$Sm_{1, 2}$, Submedialader;
Stf, Stielfortsatz;
$S_{1—3}$, Stigmen;
s, Chitinstück;
T, Tegula;
v, Bauchschuppen;
Vm, Indirekter Vertikalmuskel;
W, Flügelwurzel;
Wst, Wurzelstift;
x, *y*, besondere Stellen des Skelettes;
I, *II*, *III*, *IV*, Segmente.

Tafel XIX.

Die wichtigsten Flugstadien, aufgenommen an Drohnen mit Mikrosummar Leitz 80 mm. Vergr. $^1/_3$.

Fig. 1—5. Die Hauptphasen der Flügelbewegung, von vorn gesehen.
Fig. 6. Hochstellung von hinten gesehen.
Fig. 7. Die gleiche Stellung von oben gesehen.
Fig. 8. Extreme Hochstellung in Seitenansicht.
Fig. 9. Extreme Tiefstellung in Seitenansicht.
Fig. 10. Ruhelage von oben.
Fig. 11. Fluglage von oben.

Tafel XX.

Fig. 12—19 und Fig. 21—30, Teilbilder von Drohnen, Fig. 20. Flügel von *Xylocopa*.

Fig. 12. Linke Seitenansicht des Meso- und Metanotums. Vergr. 12 : 1.
Fig. 13. Linke Seitenansicht des Meso- und Metasternums. Vergr. 12 : 1.
Fig. 14. Linke laterale Partie des Metanotums. Vergr. 43 : 1.
Fig. 15. Linker Hinterflügel bei extremer Hochstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.
Fig. 16. Linker Vorderflügel bei extremer Hochstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.
Fig. 17. Linker Vorderflügel bei extremer Tiefstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.

Fig. 18. Verbindung des Wurzelstiftes mit Scutum und Scutellum (am Vorderflügel) schematisiert. Vergr. 21 : 1.

Fig. 19. Verbindung des Wurzelstiftes mit dem Metanotum (am Hinterflügel). Vergr. 21 : 1.

Fig. 20. Basale Partie des linken Vorderflügels von *Xylocopa*. Vergr. 6 : 1.

Fig. 21. Laterale Partie von Scutellum und Metanotum mit dem Mesophragma. Vergr. 21 : 1.

Fig. 22. Linker Vorder- und Hinterflügel. Vergr. 7 : 1.

Fig. 23. Basale Hälfte der beiden Flügel. Vergr. 10 : 1.

Fig. 24. Wurzel des Vorder- und Hinterflügels. Vergr. 20 : 1.

Fig. 25. Sternales Stützgerüst von hinten gesehen. Vergr. 6 : 1.

Fig. 26. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 6 : 1.

Fig. 27. Indirekter Vertikalmuskel im Tangentialschnitt. Vergr. 12 : 1.

Fig. 28. Querschnitt durch den Mesothorax. Vergr. 12 : 1.

Fig. 29. Schiefer Transversalschnitt durch den Thorax. Vergr. 12 : 1.

Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch den Thorax. Vergr. 12 : 1.

Lebenslauf.

Ich, Friedrich Stellwaag, prot. Konfession, bin geboren am 14. Juni 1886 als Sohn des Kgl. Kommerzienrates Karl Stellwaag und seiner Frau Marie, geb. Hüttlinger in Schwabach bei Nürnberg. Nach Absolvierung des Kgl. alten Gymnasiums zu Nürnberg im Jahre 1905 widmete ich mich in Erlangen und München dem Studium der beschreibenden Naturwissenschaften. Im Herbst 1908 bestand ich das Lehramtskandidatenexamen für den Unterricht in den beschreibenden Naturwissenschaften.